国立科博専報，（5），1972年11月30日

日高の陸棲哺乳類
——とくに固有のヤチネズミ類とその起源について——

今　泉　吉　典*

IMAIZUMI, Yoshinori*: Land Mammals of the Hidaka Mountains, Hokkaido, Japan, with Special Reference to the Origin of an Endemic Species of the Genus *Clethrionomys*

日高山地の亜高山帯以上の小型哺乳類は，意外なことにこれまでほとんど調べられたことがなかった．従って，国立科学博物館で1970年と1971年に行なった現地調査は，この地域の哺乳類種類組成を解明する上に重要な基礎資料を提供するものである．残念なことに蒐集した資料の一部は，分類学的に困難な問題を包含していてまだそれを解決するに至っていないが，残りは十分に検討され分類学的な位置を明らかにすることができた．その中に含まれるヤチネズミ属の1新種は，旧世界のこの類の中でもっとも原始的な種の一つと考えられ，その系統的な位置と分布は，相次ぐ直系の展開と競合による種の分化を主張する筆者にとって，天恵とさえ思える重要な資料を提供するものであった．この小文では，この種を中心としたヤチネズミ類の進化を解析しながら，日高哺乳類相の特徴と由来を考察しようと思う．

陸棲哺乳類の採集は，1970年7－8月と1971年7月の2回にわたって行なったが，初年度は遠藤公男氏が，次年度は遠藤公男，吉行瑞子，小原厳，今泉忠明の諸氏と筆者が共同で行なった．また上野俊一，森岡弘之両氏には，小型トラップでは採集不能の種類の捕獲に協力を得た．上記の諸氏の昼夜を分かたぬ努力に心から感謝の意を表する．

採集は主としてマウス用スナップトラップとシャーマンライブトラップを使って行ない，餌には，前者にはピーナツバターを加えたメリケン粉の団子，後者にはオートミールを使った．また幌尻岳では，トガリネズミ採集用に登山道に沿ってコップをセットした．採集を行なった地点と年月日は次の通りである．

ペテガリ岳：標高 400 m，550 m および 1,100 m の3地点，1970年7月23-29日．
楽　古　岳：標高 400 m の地点，1970年8月3－4日．
様似町幌満：標高 50 m の地点，1970年8月1－2日．
幌　尻　岳：標高 970-1,200 m，1,400 m および 1,580 m の地点（幌尻山荘周辺から登山道に沿い馬の背に至る地帯)，1971年7月23-31日．

日高の陸棲哺乳類相

特徴　日高の山岳地帯（低山帯上部以上）の哺乳類相は北海道低地とやや異なり，むしろ利尻島のそれに似たところがある．すなわち両地には特有のムクゲネズミ類とヒメトガリネズミを産し，北海道低地にもっとも普通のエゾトガリネズミ *Sorex shinto saevus* THOMAS, 1907 を見ない．

エゾトガリネズミは日高山脈でも，その南端に近いアポイ岳（標高 811 m）と，楽古岳東麓の広尾町音調津（斉藤三郎氏採）から知られている．しかしこれらの地点は，周囲の低地帯の影響を強く受けた移行地

* 国立科学博物館 動物研究部
Department of Zoology, National Science Museum, Tokyo

帯で，純粋の日高山岳地帯とはいえない．今回調査を行なった幌尻岳では，マウス用スナップトラップ延べ650個，ライブトラップ延べ340個，コップ延べ1200個を用い，かなり密度の高い採集を行なったにもかかわらず，33頭のヒメトガリネズミと2頭のオオアシトガリネズミが採集されただけで，エゾトガリネズミは1頭も捕獲できなかった．この地域にエゾトガリネズミが棲息しないと断言することはできないとしても，ごく稀であることは明らかである．

一方利尻島では，山麓の草原にはオオアシトガリネズミが多く，山地の森林にはヒメトガリネズミが多い．しかし，エゾトガリネズミはどちらにも棲息していない．

ムクゲネズミ類には2種が知られている．一つは利尻島特産のリシリムクゲネズミ *Clethrionomys rex* IMAIZUMI, 1971 で，他は今次の調査で発見されたミヤマムクゲネズミ（後述）である．両者は進化度にやや差があるとはいえ明らかにきわめて近縁で，北海道の低地から亜高山帯にかけての優占種エゾヤチネズミ *C. bedfordiae*（THOMAS, 1905）や亜高山帯以上に多いミカドネズミ *C. rutilus mikado*（THOMAS, 1905）とは別の上種に属する（図1）．
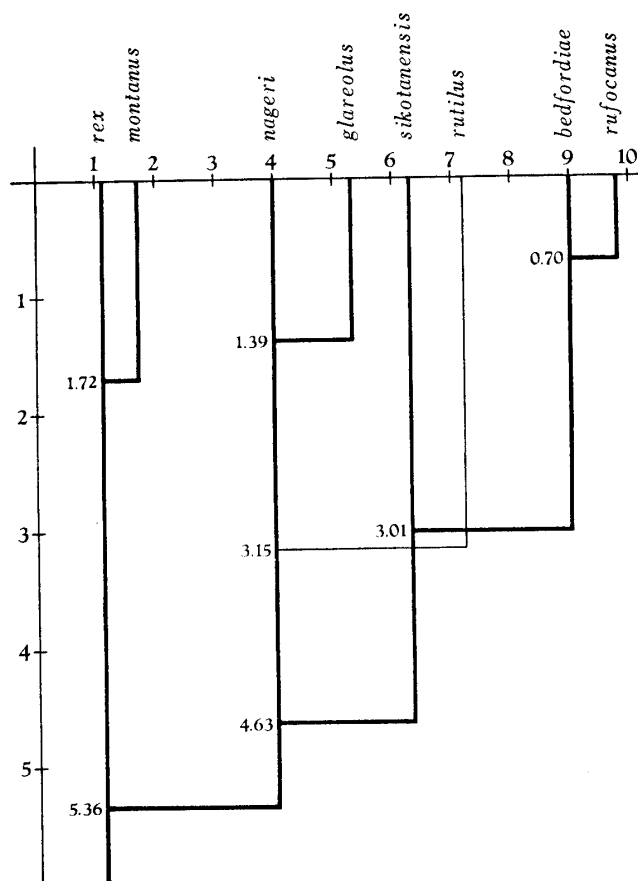
図1　連合係数平均値に基づくヤチネズミ属直系の類似関係（縦軸）と各直系の進化度（横軸）を示すデンドログラム．

Fig. 1. Dendrogram showing the similarity relationships between lineages of the genus *Clethrionomys* based on the average association coefficients (vertical axis) and the degree of specialization in each taxon (horizontal axis).

日高の山岳地帯にはこれら3種のヤチネズミ類を産するが，利尻島にはエゾヤチネズミとミカドネズミを産しない．しかし利尻島の山麓の草原に産するシコタンヤチネズミ *C. sikotanensis* (TOKUDA, 1935) はエゾヤチネズミにきわめて近縁で同じ上種に属する．そしてリシリムクゲネズミは主として山地の森林に棲息する．

このように利尻島山地の哺乳類相は，リシリムクゲネズミとヒメトガリネズミを産しエゾトガリネズミを産しない点で，日高山岳地帯のそれによく似ている．しましまた，利尻島のリシリムクゲネズミとシコタンヤチネズミは，それに対応する日高のミヤマムクゲネズミとエゾヤチネズミよりも進化度が低い点で異なっている．このような特殊な要素を含む北海道全域の分布パターンが，どのようにして形成されたかを次に考察しよう．

ヤチネズミ類の直系と展開　ムクゲネズミ上種が日高の山岳地帯と利尻島にのみ分布し，北海道の主として低地と利尻島の草原に *rufocanus* 群（上種）に属するエゾヤチネズミとシコタンヤチネズミが分布するのは，ヨーロッパの山地とイギリス周辺の一部の小島に *C. nageri* (SCHINZ, 1845) が限られ，大陸の低地やイングランドに *C. glareolus* (SCHREBER, 1780) が分布しているのによく似ている．*nageri* は洪積世後期にはヨーロッパ大陸やイングランドに広く分布していたが，後で現われた *glareolus* に駆逐され，その結果現在のような分布パターンが形成されたことが，多数の化石から確かめられている（各論参照）．

図1に見るように，*nageri* は *glareolus* よりも進化度，または特殊化の度が低い．ここでいう進化度とは，ある系統群に属する化石種と現生種のすべてを通観し，多くの形質の進化的趨勢を明らかにした上で判定したか，あるいは化石種の不明な場合には個体発生に基づいて判定したものである．したがって原則として進化度の低い種は，同じ上種内のそれの高い種よりも原始的であり，より古く展開したことが予想される．展開とは新しい分類群が現われて急激に個体群を増大し，分布域を拡げる現象を指す．進化度の低い *nageri* が，同じ上種に属するそれの高い *glareolus* よりも古く展開したことは前記の通りであるが，同様の関係は日本のモグラ属にも見ることができる．また上位の分類群にも見られ，例えば偶蹄目反芻亜目では多くの研究者の一致した進化度はマメジカ上科，シカ上科，ウシ上科の順であるが，それらの出現の順序も化石によればこの通りである．しかしこれはシカ上科に属するすべての科が，ウシ上科のすべての科よりも古く出現したという意味ではない．爬虫類は哺乳類よりも古く展開したとはいえ，前者のすべての目が後者のどの目よりも古く展開したわけではないからである．したがって，進化度と展開の時間の関係は，問題の分類群に含まれるもっとも大きな分類群についてだけ応用すべきである．ヤチネズミ属を対象とする場合は，上種の展開の順序，上種を対象とする場合はそれに含まれる種に限定すべきである．

ところで *nageri* と *glareolus* であるが，世界のこの類を精査した HINTON (1926) は，これらをそれぞれ別の上種とみなした．しかし，近年の lumper の多くは両者を同一種とみなし，その中に多くの亜種を設けている．それは両者の個体群の一部が，ある地域では交雑して中間的な個体群を形成し，そのために *nageri* と *glareolus* は連続してしまい，はっきり分けることが不可能なためである．種の概念に，MAYR など (1953) のように，生殖的隔離を絶対視すれば，こう処理せざるをえないであろう．しかしこのような種の概念は，生物学的といわれるものの，時間を無視した不自然なもので，種の分化や系統の追及にはあまり役に立たない．*glareolus* は明らかに *nageri* よりも遅く展開した．しかも *glareolus* は展開しながら *nageri* と激しく競合し，多くの地域ではそれを絶滅させてしまった．このような両者の時間的な行動は，一般の種となんら異なるところがない．交雑によってできたと推定される中間的な個体群さえなかったならば，両者は疑いもなく独立種と判定されることであろう．

時間を含めた種の概念に SIMPSON (1961) の直系 lineage がある．これは簡単にいえば，「他の同様な個体群と分かれて生存を続けている祖先から子孫への連鎖」であり，生殖的隔離は必ずしも完全でなくてもよい（今泉，1966，1970）．個体群の一部が交雑しても，両種の純粋性が失なわれていない例はいくつか知られているし，そのような雑種群は時間の経過とともに消滅するか，あるいは第3の直系に発展するであろう

からである．筆者は種の概念としてこの直系を当てたい．

直系は，生物学的な種の概念では分化の不完全な種，すなわち半種や，亜種の一部に当る場合がある．言葉をかえていえば，亜種には直系を異にするものと，同一直系内の地理的に異なった個体群とが混在している．亜種は分類群として問題があるが，もし区別する必要があれば後者に限定すべきであろう．

旧世界産ヤチネズミ属の直系を詳しく分析すればかなり多数に上り，おそらくHINTON（1926）の細分主義と呼ばれる分類に近いものとなろう．しかしここでは，*nageri* と *glareolus* および日本産のもの以外は，便宜上いわゆる生物学的な種をもって直系とみなし，その上で論議を進めることにする．そのような直系の進化度と相互の類似関係は，表7，8と図1に示した．これによれば，直系の展開の順序は，*rex* 群のリシリムクゲネズミ，*glareolus* 群の *nageri*, *rufocanus* 群のシコタンヤチネズミ，*rutilus* 群のミカドネズミとなり，*rex* 群の中ではリシリムクゲネズミ，ミヤマムクゲネズミ，*rufocanus* 群の中ではシコタンヤチネズミ，エゾヤチネズミ，*rufocanus* の順になる．

展開と競合の効果　利尻島のリシリムクゲネズミやシコタンヤチネズミは，北海道本島のミヤマムクゲネズミやエゾヤチネズミが島に隔離されて分化したのではないか，との疑問がわく．しかしこの説では，島のものがそろって進化度が低い事実を説明し難い．またシコタンヤチネズミはたがいに遠く離れた利尻島と色丹島にいるが，これらの個体群は偶然に類似した形態を獲得したのだろうか．利尻島にいるエゾアカネズミ，ヒメトガリネズミ，オオアシトガリネズミなどは北海道本島のものと違わないから．ヤチネズミ類だけが変ってしまったと考えるのも苦しい．

このように隔離分化説には多くの難点がある．したがってこの場合は，化石の証拠こそないが，古く展開した直系が島に生き残ったと考えるべきであろう．おそらく利尻島や色丹島が北海道本島と陸続きになった時代があって，そのような時代にリシリムクゲネズミやシコタンヤチネズミが，それらの島に分布を拡げたのであろう．もちろんその時には，これらの直系は北海道本島にも棲息していたに違いない．あるいは，さらにサハリンやアムールにもこれらは分布していたかも知れない．

そのように，おそらくは広い地域に分布していた個体群が，利尻島その他の小島を除いて全滅してしまったのは何故であろう．気候や食物になる植物の変化，特殊な捕食者の出現，流行病などに原因を求めるのはかなり無理である．

これらの直系がかつて棲息していたと推定される地域と，利尻島や色丹島の間に見られる環境の違いのうち，ヤチネズミ類の生存に影響を及ぼすと思われるものは哺乳類の種類組成である．利尻島には天産の食肉類がいないらしいが，北海道本島にはそれがいる．しかし，本島にエゾヤチネズミ，ミカドネズミその他のネズミ類が現存し，しかも十分に繁栄していることを思えば，それらの食肉類が古い直系を絶滅させたとは考えられない．

もう一つの種類組成の違いは，そこには利尻島や色丹島の直系に近縁の，より進化度の高い直系が棲息していることである．リシリムクゲネズミに対してはミヤマムクゲネズミがいるし，シコタンヤチネズミに対してはエゾヤチネズミがいる．これらの直系はそれぞれ allopatric であるが，この事実は重要であろう．

先に述べたように *nageri* は，同じ上種に属する *glareolus* によってある地域から駆逐され，両者は allopatric な分布パターンを示すに至っている．同じような例は日本のアズマモグラとコウベモグラの間にも見られる（今泉，1964）．アズマモグラはコウベモグラよりも明らかに古く展開したが，後に展開した後者によって駆逐され，現在の allopatric な分布パターンが形成されたと考えられる．この場合アズマモグラはコウベモグラよりも進化度が低く，競合に際しては弱種である．両者は大きさ，皮腺の分布等にわずかの違いがあるが，habitat や食性に差があるともみえない．したがってその ecological niche は酷似しているに違いない．

このように niche が酷似した近縁の直系は決して同一地域に見られないが，これは両者間に激しい競合が行なわれ，弱種が強種の分布域から完全に駆逐されることを示している．前記のアズマモグラは関東地方以北に分布するが，ここにはコウベモグラは溶岩地帯などの障壁によって進出を阻まれている．そしてコウ

ベモグラの分布域内にはアズマモグラはまったく棲息していない．

niche のよく似た近縁の直系間の競合は，このようにきわめて激しいと推定されるから，リシリムクゲネズミがミヤマムクゲネズミによって，またシコタンヤチネズミがエゾヤチネズミによって駆逐され，北海道本島から完全に姿を消したというのは十分考えうることである．利尻島にリシリムクゲネズミとシコタンヤチネズミが残りえたのは，遅く展開したミヤマムクゲネズミとエゾヤチネズミが北海道に分布を拡げた時には，すでに利尻島が海で隔てられていて，そこに進出できなかったために違いない．

だがこれだけでは現在の分布パターンは形成されない．それは近縁種間だけでなく，比較的血縁の遠い種の間にも緩やかだが競合が行なわれて，上記のような効果をもたらすためである．コモグラはコウベモグラとさほど近縁ではなく，地域によっては sympatric であるが，それでも両者間には緩やかな競合が行なわれていて，コウベモグラの分布域内ではコモグラは次第に姿を消しつつある模様である．

このような緩やかな競合は，リシリムクゲネズミとシコタンヤチネズミの間やミヤマムクゲネズミとエゾヤチネズミまたはミカドネズミの間でも行なわれているらしい．すなわち利尻島の鴛泊から利尻山に至る登山道に沿った地域では，リシリムクゲネズミは主として2合目以上の森林に棲み，それ以下の草原はほとんどシコタンヤチネズミに占められている．しかし，利尻山神社付近などのように草原中に残された狭い林には，リシリムクゲネズミの孤立した小個体群が点々と残っていて，これらの間に競合が行なわれつつあることを示唆している（1965年6－7月調査）．

日高の幌尻岳では，ミヤマムクゲネズミは谷底の川畔にある幌尻山荘付近（標高 970 m）だけで採集され，それから上の斜面はエゾヤチネズミとミカドネズミに占められている様子である．これは後者がミヤマムクゲネズミを駆逐しながら，残雪の多い谷底を残して高処に分布を拡げたことを示すものであろう．ペテガリ岳では，ミヤマムクゲネズミは標高 1,100 m の高山帯でのみ採集され，エゾヤチネズミのいる標高 400–450 m の地域では採集されなかった．この例ではミヤマムクゲネズミが本来の高山種のように見える．しかし楽古岳では標高がわずか 400 m のところで採集されているから，そうは考えられない．むしろこれは，本種がかつては低地にも広く分布していたことを示すものであろう．

このようにして北海道のヤチネズミ類の分布パターンが形成された．1）大陸で展開したリシリムクゲネズミが渡来した．2）やはり大陸からシコタンヤチネズミが渡来した．これらは利尻島や色丹島にも進出した．3）大陸からミカドネズミが渡来したが，この時には利尻島や色丹島は，北海道から離れていた．4）大陸に残っていたリシリムクゲネズミからミヤマムクゲネズミが分れた．後者は前者と激しく競合してそれを駆逐しながら展開し，やがて北海道に達した．5）大陸でシコタンヤチネズミからエゾヤチネズミが分れ，前者を駆逐しながら展開して北海道に入った．しかし，これらは利尻島，色丹島には入れなかった．6）北海道本島のリシリムクゲネズミとシコタンヤチネズミは，ミヤマムクゲネズミとエゾヤチネズミとの激しい競合に敗れて全滅したが，大陸でも同様であったろう．7）次いでミヤマムクゲネズミ，ミカドネズミ，エゾヤチネズミ3直系間に緩やかな競合が行なわれ，ミヤマムクゲネズミは低地からほとんど姿を消し，日高山地に残棲するだけになった．もっとも，本種は北海道の他の山地にも棲息している可能性は大いにあり，このことはウスリ，アムールなどでも同様である．

ヒメトガリネズミとエゾトガリネズミの分布パターンも，おそらくほとんど同様な過程で形成されたものであろう．この場合は前者が古く展開し，後に展開したエゾトガリネズミと北海道本島で緩やかに競合し，低地から次第に駆逐されたものと考えられる．エゾトガリネズミはサハリンに同一亜種を産するが，ヒメトガリネズミはサハリン産と別の直系に属するらしいことも，上記のような展開の順序を暗示している．

結び　日高山地の哺乳類相は，古く展開した直系が残棲することによって特徴づけられており，その点で海で隔離された利尻島のそれに似たところがある．このような分布パターンをもたらしたものは，時間を異にして展開する直系の存在と，直系間のあるいは激しくあるいは緩やかな競合である．直系のうちのあるものは競合によって間引かれ，やがては特有の niche をもった明白な種だけが残されるに至るであろうことを，日高の哺乳類相は物語っている．

各　　　論

食虫目トガリネズミ科

ヒメトガリネズミの1種

Sorex sp.

幌尻岳 970–1,100 m 16♂♂ 15♀♀, 1,100–1,200 m 1♀, 1,400–1,500 m 1♀.

北海道産はこれまで *S. minutus gracillimus* THOMAS, 1907（基産地：サハリン，コルサコフ北西25哩の Darné）とされていた．この亜種はサハリンからシャンタル島，アムール，ウスリにかけて分布し，ソ連産80頭の計測値の範囲は，頭胴 42.0–51.0 mm（M 45.0 mm），尾 37.5–49.0 mm（M 40.0 mm），後足 10.2–11.2 mm（M 10.6 mm），頭骨全長 14.9–15.8 mm（M 15.2 mm）とされている（STROGANOV, S.U., 1957）．当館所蔵のサハリン産1頭は，頭胴 48.0 mm，尾 43.0 mm，後足 10.5 mm（以上吉倉真博士測定），頭骨全長 15.6 mm でいずれも上記の範囲に含まれ，下眼窩孔間の幅が狭く，吻が低く長いところもよく一致している．ところが日高産成獣では，表1の通り，頭胴，尾，後足，頭骨全長の各平均値が上記のソ連産よりも大きい．ことに頭胴は大きく，母集団の99%が含まれると推定される M±3.71 S.D. の範囲，すなわち 53.43–75.71 mm の範囲にもソ連産は含まれない．また頭骨はサハリン産よりも下眼窩孔間の幅が広く，吻は高く短い．したがって，日高産は真の *gracillimus* ではないらしい．当館所蔵の北海道各地や利尻島，礼文島の標本も同様で，種 *minutus* に属するかどうかも今のところ明らかでない．

表1　幌尻岳産ヒメトガリネズミの1種の計測値（mm）．

Table 1. Variations of several dimensions in samples of *Sorex* sp. from Mt. Poroshiri (in mm).

	N	M±S.E.	S.D.
頭胴　HB	7	64.57±1.23	3.00
尾　T	7	44.43±1.05	2.57
後足　HFsu	7	11.14±0.17	0.42
耳介　E	7	6.70±0.08	0.21
頭骨全長 GL	6	15.82±0.03	0.08
尾率　T%	7	68.86±1.45	3.57
体重　(g)Wt	7	5.01±0.14	0.33

オオアシトガリネズミ

Sorex unguiculatus DOBSON, 1880

楽古岳 400 m 1♀, 幌尻岳 970–1,100 m 1♀, 1,100–1,200 m 1♀.

幌尻岳ではヒメトガリネズミの1種とまったく同じ地点で捕獲された．これからみると両種は sympatric らしいが，本種のほうが個体数がずっと少ないようである．本種は北海道低地ではもっとも多い食虫類の一つで，利尻島，礼文島，大黒島，天売島にも産する．

兎目ウサギ科

エゾユキウサギ

Lepus timidus ainu BARRETT-HAMILTON, 1900

アポイ岳 600 m 1♀ 幼獣.

齧 歯 目 リ ス 科

エゾシマリス

Tamias sibiricus lineatus (SIEBOLD, 1824)

ペテガリ岳 1,250 m 1♀, 幌尻岳 1,100 m 1♀.

齧 歯 目 ネ ズ ミ 科

エゾヒメネズミ

Apodemus argenteus hokkaidi (THOMAS, 1906)

ペテガリ岳 400 m 1♂ 1♀, 450 m 1♂, 楽古岳 400 m 1♀, 幌満 50 m 1♂, 幌尻岳 970–1,100 m 5♂♂ 7♀♀, 1,100–1,200 m 1♂, 1,580 m 2♀♀.

この亜種は，本州産の *A. a. argenteus* (THMMINCK, 1845) に比し，背面に赤色味が少なく耳介が短かいとされる．日高産の成獣と判定される 6♂♂ と 7♀♀ の計測平均値には有意の差が認められないので，これらを合せた外部計測値を示すと表2の通りである．これを富士山産 *argenteus* (表2下欄) と比較すると，頭胴，尾には有意の差が認められないが，後足と耳介には99%信頼限界で有意の差が認められる．すなわち後足では M_2–M_1 0.70 mm, 3 S.E.d (差の標準誤差) 0.62 mm, 耳介では M_2–M_1 0.96 mm, 3 S.E.d 0.65 mm であった．しかし C.D. (差異係数) は後足で0.56, 耳介で0.80にすぎず，重なり合わない母集団の部分は80%以下であるから，これらの形質を亜種の基準として用いるのは好ましくない．なお日高個体群は，北湯沢個体群 (N7), 勇駒別個体群 (N13) のどちらとも各計測平均値が異なっていないので，これらと同一亜種に属することは疑いない．

表2 日高産エゾヒメネズミと富士山産ホンドヒメネズミの外部計測値 (mm).

Table 2. External measurements of *Apodemus argenteus hokkaidi* from the Hidaka Mts. and *A. a. argenteus* from Mt. Fuji (in mm).

エゾヒメネズミ *A.a. hokkaidi*		N	M ± S.E.	S.D.
頭胴	HB	13	87.19 ± 1.01	3.49
尾	T	12	96.58 ± 1.58	5.23
後足	HFsu	13	18.81 ± 0.18	0.62
耳介	E	13	13.25 ± 0.15	0.50

ホンドヒメネズミ *A.a. argenteus*		N	M ± S.E.	S.D.
頭胴	HB	40	89.98 ± 0.65	4.05
尾	T	36	96.19 ± 0.84	4.97
後足	HFsu	40	19.51 ± 0.10	0.64
耳介	E	40	14.21 ± 0.11	0.70

エゾアカネズミ

Apodemus ainu (THOMAS, 1906)

ペテガリ岳 400 m 3♂♂ 2♀♀, 550 m 1♂2♀♀, 楽古岳 400 m 1♂ 1♀, 幌尻岳 970–1,100 m 12♂♂ 5♀♀.

幌尻岳産成獣の外部計測値は表3の通りである．これを筆者が先に報告したアカネズミ群の地域個体群 (IMAIZUMI, 1962) と比較すると，耳介平均値において北海道東部個体群と有意差が認められるだけで，それ以外には北海道の個体群と差が認められない．この耳介の C.D. は0.92, すなわち重なり合わない部分は

表3 幌尻岳産エゾアカネズミの外部計測値（mm）.
Table 3. External measurements of *Apodemus ainu* from Mt. Poroshiri (in mm).

		N	M ± S.E.	S.D.
頭胴	HB	17	122.12± 1.97	7.90
尾	T	15	113.30 ± 2.19	8.21
後足	HFsu	17	26.57± 0.21	0.85
耳介	E	17	15.99± 0.18	0.71

母集団の82％にすぎないから，分類学的には重要でない．したがって幌尻個体群は疑いもなく *ainu* である．

エゾアカネズミは，核型では本州中部以北に分布するホンドアカネズミ *A. speciosus*（TEMMINCK, 1845）とまったく区別できないとされる．しかし形態上の違いはきわめて明瞭である．例えば後足平均値は，本州，四国，九州，佐渡，壱岐，五島の調査したすべての地域個体群が 24.7 mm 以下であるのに *ainu* では 26.2 mm 以上で，これらの間には有意の差がある．*ainu* に属する幌尻個体群と，上記の *speciosus* に属する個体群の間の，C.D. から換算した重なり合わない部分は，長崎，北アルプス，八幡平個体群に対しては 84–87％でやや低いのを除けば，すべて89％以上に達する．しかもそれが92％以上に達しているものが，全体の9割近く（87.5％）を占めている事実は重視すべきであろう．上記の長崎個体群の C.D. が低いのは，標本数が少なく（N9）標準偏差が大きいことに原因があり，その後足実測値は他の本土個体群と異ならない．したがって *ainu* と *speciosus* は後足長において明らかに異なると考えてよい．

隠岐，対馬，種子島，屋久島，伊豆諸島の大島と新島に分布するシマアカネズミ *A. navigator*（THOMAS, 1906）は後足が大きく，その平均値は 24.8–25.5 mm である．これらと幌尻個体群の間の重なり合わない部分は，79–83％とかなり低い．しかしこれらの平均値間の差は 1.19 mm 以上あり，3 S.E.d は 0.64–0.92 mm であるから，平均値は99％以上の確率で異なっているとみることができる．また *ainu* は *navigator* に比し，骨口蓋長平均値が大きく，後者の 13.41–14.13 mm に対して 14.12–14.53 mm もあり，尾率が後者の 83.75–91.67，平均 85.44％に対して 91.19–94.77，平均 92.90％と長いなどの違いがあり，それらの組合せではっきり区別することができる．

齧歯目キヌゲネズミ科

ミカドネズミ

Clethrionomys rutilus mikado (THOMAS, 1905)

ペテガリ岳 1,100 m 4♀♀，楽古岳 400 m 1♀，幌尻岳 970–1,100 m 2♂♂，1,100–1,200 m 4♂♂ 3♀♀.

日高山脈個体群と知床半島ルサ川周辺個体群の外部計測値は表4の通りで，それらの平均値には90％有意水準で差が認められない．また札幌産3頭，勇駒別産3頭，大雪山産2頭の外部計測値は，すべて日高個体群の M±S.D. の範囲に含まれていた．したがって，現時点では本亜種の地方差は明らかでなく，日高個体群は *mikado* に属するとみなすべきである．

エゾヤチネズミ

Clethrionomys bedfordiae (THOMAS, 1905)

ペテガリ岳 400 m 3♂♂ 3♀♀，450 m 1♀，楽古岳 400 m 2♂♂ 1♀，幌満 50 m 1♂，幌尻岳 970–1,100 m 1♂3♀♀，1,100–1,200 m 4♂♂1♀.

今回採集した標本の大半は幼獣か亜成獣で，歯根部が側頭窩に突出していない成獣は雄雌合せてわずか5頭にすぎなかった．それらの成獣の外部計測値は表5の通りである．なお雄雌を合わせて計算したのは，知床半島産の成獣 22♂♂ と 18♀♀ の外部計測平均値に，90％有意水準においてさえも差が認められなかったからである．

表4 ミカドネズミの日高個体群と知床個体群の外部計測値 (mm).
Table 4. External measurements of *Clethrionomys rutilus mikado* from the Hidaka Mts., and from the Shiretoko Peninsula (in mm).

		N	M ± S.E.	S.D.
日高個体群 Specimens from the Hidaka Mts.				
頭胴	HB	7	105.29 ± 1.93	4.72
尾	T	7	41.07 ± 0.84	2.05
後足	HFsu	7	17.83 ± 0.29	0.72
耳介	E	7	12.86 ± 0.36	0.88
知床個体群 Specimens from the Shiretoko Peninsula				
頭胴	HB	12	103.83 ± 0.76	2.51
尾	T	11	40.27 ± 1.02	3.22
後足	HFsu	12	17.87 ± 0.27	0.91
耳介	E	11	12.49 ± 0.19	0.60

表5 日高産エゾヤチネズミの外部計測値 (mm).
Table 5. External measurements of *Clethrionomys bedfordiae* from the Hidaka Mts. (in mm).

		N	M ± S.E.	S.D.
頭胴	HB	5	122.90 ± 2.33	4.65
尾	T	5	53.50 ± 1.40	2.79
後足	HFsu	5	19.90 ± 0.49	0.97
耳介	E	5	12.80 ± 0.37	0.75

日高個体群の計測平均値は，知床個体群 (N40)，留萠支庁天塩町ロクシナイ峠個体群 (N4)，稚内個体群 (N6)，上川支庁層雲峡個体群 (N7)，上川支庁勇駒別個体群 (N6)，渡島支庁大沼個体群 (N12) のどれとも95%有意水準で差が認められなかった．わずかに札幌丸山個体群 (N6) との間に耳介長に99%有意水準で差が認められたが，このばあい計測者が異なっているので，にわかに信用できない．

また日高個体群の頭骨計測平均値は表6の通りで，これまた北海道各地産との間に95%有意水準で差が認められない．しかし利尻島の *C. sikotanensis* (Tokuda, 1935) とは，頭骨の大きさ，上顎第3臼歯の内側に2個しか凹角がないことなどで異なっている．すなわち日高個体群では CBL (頭骨基底全長) の M±3S.D. の範囲は 25.23–29.05 mm であるが，利尻島産 1♂ 1♀ では 30.2 mm および 29.9 mm で，これらが異なることは99%確実である．したがって日高個体群は *sikotanensis* ではなく，典型的な *bedfordiae* とみなすべきである．

なおエゾヤチネズミをタイリクヤチネズミ *C. rufocanus* (Sundevall, 1846) から分けて独立種とみなしたのは，尾が著しく長く，背帯が幅広く暗色でその境界が鮮明でなく，頭骨が大きく，聴胞が比較的小さいなど，*rufocanus* よりも明らかに原始的な直系に属すると考えられるためである．すなわちエゾヤチネズミの尾長の M±2 S.D. の範囲は，知床半島産39頭で 42.0–59.7 mm (M±S.D. 50.84±0.72, S.D. 4.42 mm) であるが，*C. rufocanus* では139頭も調べたにもかかわらず 30.3–43.0 mm (Ognev, 1950) であるから，前者の約97.7%のものがこの点で異なっていると推定できる．また聴胞率 (聴胞長÷頭骨基底全長×100) は，エゾヤチネズミでは平均27.4% (N15) であるが，*rufocanus* では平均29.2%前後に達していて，より

表 6　日高産エゾヤチネズミの頭骨と歯の計測値 (mm).
Table 6. Cranial and dental measurements of *Clethrionomys bedfordiae* from the Hidaka Mts. (in mm).

	N	M ± S.E.	S.D.
頭骨基底全長 Condylobasal l.	4	27.19 ± 0.36	0.62
頬弓幅 Zygomatic b.	4	15.51 ± 0.24	0.41
鼻骨長 Nasal l.	4	8.09 ± 0.28	0.49
歯隙 Diastema	5	7.90 ± 0.16	0.31
門歯孔 Incisive foramen	5	5.57 ± 0.17	0.35
間頭頂骨幅 B. interparietal	4	8.90 ± 0.21	0.37
聴胞長 L. auditory bulla	5	7.30 ± 0.14	0.28
聴胞率 Bulla/CBL × 100	4	27.12 ± 0.38	0.65
間頭頂骨率 Interpar./CBL × 100	4	32.72 ± 0.62	1.08
上臼歯列長 Upper molars, alv.	5	6.62 ± 0.16	0.32
下臼歯列長 Lower molars, alv.	4	6.41 ± 0.06	0.11

進化した段階にあると推察される（進化度については後述).

Ognev はサハリン，アムール，シャンタル島などに分布するものも *bedfordiae*（彼はこの種名を *Evotomys* (*Phaulomys*) *smithii* Thomas, 1905 の異名とみなしているが，明らかに誤りである）と考えているが，それらの計測値を比較した限りでは，北海道産とやや異なるようである．Lumper によって *rufocanus* に統合されている個体群の中には，進化度を異にするいくつかの直系が含まれている模様で，それらの両極が，もっとも進化度の高い typical な *rufocanus* と進化度のもっとも低い *sikotanensis* であろう．そしてそれらの中間に *irkutensis* (Ognev, 1924), *bedfordiae* などが位置するものと考えられる．このような直系の解析は種の分化や分布を追及する上にきわめて重要であると思う．

ミヤマムクゲネズミ（新称：記載は後記）

Clethrionomys montanus sp. nov.

ペテガリ岳 1,100m 2♂♂ 5♀♀, 楽古岳 400 m 2♀♀, 幌尻岳 970 m 1♂ 4♀♀.

外形，とくに毛色，頭骨と歯の形態は利尻島のリシリムクゲネズミ *C. rex* Imaizumi, 1971 によく似ていて，明らかに同一群（*rex* 群）に属し，*rutilus* 群や *rufocanus* 群とは一見して区別できる．すなわち体の上面は暗い黄褐色で，頭頂部から尾根部に達する赤褐色の縦帯（背帯，ヤチネズミ属の顕著な特徴の一つ）を欠き，背面と体側の境界が明らかでない．幼獣は暗色でしばしば石板黒色に近く，エゾヤチネズミの幼獣のように褐色でない．骨口蓋後端の中央部は側部と離れており，成獣になっても橋で完全に結ばれることはない．上顎第 3 臼歯の歯紋は複雑で，内外両側とも 3 凹角，4 凸角を有する．下顎第 3 臼歯の前葉はほぼ左右相称の「スペード形」で，シコタンヤチネズミ *sikotanensis* やエゾヤチネズミのように「草刈りがま形」でない．またセメントの発達が悪い．以上の諸点はリシリムクゲネズミと共通で，両者がきわめて近縁なこ

とを示している．しかし本種はリシリムクゲネズミよりもはるかに小さく，頭骨基底全長，頬弓部幅および上顎臼歯列長はリシリムクゲネズミの99%以上が含まれると推定される M±3 S.D. の最小値よりもさらに小さい．すなわちリシリムクゲネズミの M±3 S.D. の範囲とミヤマムクゲネズミの成獣または老獣 3 頭，M 14753♂，M 14749♂，M 15574♀ を比較すると，頭骨基底全長では前者が 28.30–32.72 mm なのに，後者は 27.47, 24.12, 26.64 mm にすぎず，頬弓部幅は前者が 16.22–18.76 mm なのに後者は 16.12, 13.81, 15.50 mm，上顎臼歯列長は前者が 6.78–8.20 mm なのに後者は 6.73, 6.48, 6.74 mm にすぎない（リシリムクゲネズミの変異は IMAIZUMI, 1971 の表 1 から計算）．ところが聴胞は比較的大きく，その頭骨基底全長に対する百分率は，リシリムクゲネズミの M±3S.D. が24.24–26.06%であるのに，本種では27.30, 28.03, 26.91%もあり，この点ではシコタンヤチネズミやエゾヤチネズミにほぼ等しい．また尾が比較的長く，その頭胴に対する百分率は52.89, 54.90, 50.83%で，リシリムクゲネズミ母集団の約95%が含まれると推定される M±2 S.D. の範囲，36.17–49.21%よりも明らかに大きい．

さらに頬弓基部の前縁には，リシリムクゲネズミでは顕著な凹みがあるが，本種ではその凹みが浅く，一般にその凹みを欠くシコタンヤチネズミやエゾヤチネズミに近づいている．また後頭骨後面に後頭旁突起の外縁から上行する稜は，リシリムクゲネズミでは弓形に強く彎曲しているが，本種では曲りが弱く，直線のエゾヤチネズミに近づいており，むしろシコタンヤチネズミに近い．

なおミヤマムクゲネズミとリシリムクゲネズミは，その毛色がヤチネズミ属としてはきわめて特異であり，これに類するものはユーラシア大陸からまったく知られていない．毛色（とくに幼獣の）や臼歯の歯紋などは，むしろニイガタヤチネズミ属 *Aschizomys* MILLER, 1898 に似ていて，臼歯が有根でなければ識別が困難なほどである．そのためこれらの和名としては，先にシコタンヤチネズミ *sikotanensis* に筆者が与えた「ムクゲネズミ」を使うことにした．シコタンヤチネズミは，すでに述べた通り，明らかにタイリクヤチネズミ群に属し，その差は比較的軽微であるから，異なった和名を使うことは混乱を招くだけと思ったからである．一方，ミヤマムクゲネズミやリシリムクゲネズミを「ヤチネズミ」と呼ぶことは，それらの特異性を無視したことになり好ましくない．幸か不幸か，筆者は原色日本哺乳類図鑑（保育社，1960）で，利尻島産のリシリムクゲネズミ *rex* を誤って *C. sikotanensis* と同定し，それを「ムクゲネズミ」と呼んだ．ミヤマムクゲネズミを最初に採集し，それを「ムクゲネズミ」と推定して驚喜された遠藤公男氏の同定は，前記の図鑑の記述が *rex* に基づいて行なわれたものであるから，大局において正しかったわけである．

ミヤマムクゲネズミの系統的地位とその起源

HINTON (1926) は，*Clethrionomys* 属の現生種の中でもっとも原始的なのは *C. glareolus* (SCHREBER, 1780) で，この類の祖先から *C. nageri* (SCHINZ, 1845) と *C. rutilus* (PALLAS, 1779) が分岐し，さらに *nageri* の枝の基部近くから *C. rufocanus* (SUNDEVALL, 1846) の類が分岐したと考えた．これは多くの化石種と個体発生を基に推論したもので，*nageri* と *glareolus* の関係に問題があるが，その点を除けばほぼ正しいと思われる．

彼はこの属の原始的な形質として，1）臼歯が複雑で上顎第 3 臼歯の内側に 3 凹角，外側には 2 凹角以上があること，2）臼歯に歯質の閉ざされた室，すなわち三角がなく，3）眼間部稜は老獣でもたがいに広く離れ，4）間頭頂骨は前後または左右に狭く，その後縁の突出度が弱く，5）聴胞が比較的小さく，6）尾が比較的長く，7）背帯が暗色でその境界が不明瞭，等の特徴を挙げている．しかし個体発生からはさらに，8）下顎第 3 臼歯の前葉が左右相称に近く，9）骨口蓋後側橋が不完全なことも原始的な状態を示すと推定できる．

以上 9 個の形質についてその発達の程度を 0 から 10 までに評価し，その平均値をもって特殊化の度合い，すなわち進化度を計ろうと試みたのが表 7 である．こうして求めた進化度は *nageri* が 4，*glareolus* が5.3, *rutilus* が 7.2, *rufocanus* が9.8で，*nageri* と *glareolus* を逆にすれば，その順序は HINTON の推定にほぼ一致する．HINTON が *nageri* を *glareolus* より進化していると考えたのは，それがより大形で頭骨が頑丈なためであるが，この推定が正しくないことは後述の通りである．

表7 旧世界産ヤチネズミ類における分類形質の相対値.

Table 7. Relative values of taxonomic characters in the Old World forms of *Clethrionomys*.

	rex	*montanus*	*nageri*	*glareolus*	*rutilus*	*sikotanensis*	*bedfordiae*	*rufocanus*
1. Complexity of M3	0	0	0	5	5	5	10	10
2. Closed triangles of molars	0	0	–	–	–	5	10	–
3. Interorbital ridges	5	5	0	0	2.5	7.5	10	10
4. Breadth of interparietal	0	0	5	5	10	5	10	10
5. Size of auditory bulla	0	10	10	10	10	5	10	10
6. Relative length of tail	5	0	0	0	10	5	5	10
7. Distinctness of mantle	0	0	2	2	10	4	6	8
8. Anterior loop of m3	0	0	5	10	10	10	10	10
9. Lateral bridge of palate	0	0	10	10	0	10	10	10
Degree of specialization	1.1	1.7	4	5.3	7.2	6.3	9	9.8
10. Postorbital process	10	6.6	0	0	3.3	10	6.6	6.6
11. Hairiness of tail	0	0	0	0	10	0	0	0
12. Condylobasal length of skull	10	6.6	3.3	0	0	10	6.6	6.6
13. Nasal/diastema	3.6	4.1	6.6	10	0	9	4.6	3.2

次にこれらの形質を基にして旧世界産の種間の類似関係を求めることにするが，それには分類形質として重視されている次の4形質も加えるべきであろう．すなわち 10）後眼窩突起の発達程度，11）尾毛の粗密度，12）頭骨の基底全長，13）歯隙長に対する鼻骨長の比である．

以上のうち次の諸形質については特殊な評価法を行なった．まず（2）では上顎第3臼歯に完全に閉じた三角（歯質部がまったく連続していない状態にあるもの）をもつものが成獣，老獣または亜成獣のどれだけを占めるかを求め，原則として成獣における出現率の90%信頼限界を以て3群に分けた．その信頼限界は ***rex*** 成獣 10-55%（M 28.6%，N14），***montanus*** 成獣6-55%（25.0%，8），***sikotanensis*** 成獣 65-100%（100%，6），亜成獣 0%（6），***bedfordiae*** 成獣 70-100%（100%，8），亜成獣 33-90%（66.7%，6），老獣0%（2）である．上顎第2臼歯のそれもほぼ同様で，***rex*** 成獣 22-65%（42.7%，14），***montanus*** 成獣 6-55%（25.0%，8），***sikotanensis*** 成獣 65-100%（100%，6），亜成獣 0%（6），***bedfordiae*** 成獣 70-100%（100%，8），亜成獣 32-90%（66.6%，6），老獣 100%（2）である．***sikotanensis*** と ***bedfordiae*** は成獣では出現率に差がないが亜成獣では著しく異なり，***bedfordiae*** のほうが早期に三角が閉じる傾向がある．これは明らかに，より進化した段階を示すものと考えられる．なお成獣と亜成獣の判定は，側頭窩の底面に歯根部がまったく突出していない状態のものを前者，少しでも突出しているものを後者とした．

（5）の聴胞の大きさは，頭骨基底全長に対する百分率の平均値を以てし，それを3群に分けて評価した．その平均値は *rex* 24.2%，*sikotanensis* 26.4%，*montanus* 27.4%，*bedfordiae* 27.4%，*nageri*, *glareolus*, *rutilus*, *rufocanus* は27-30%である．（6）尾長の頭胴長に対する率はアレンの法則に従って変化することが予想される．しかし種間の違いはそれ以上に達する場合が多く，地方差を無視した資料からも大体の傾向を知ることができる．尾率が大きいのは *nageri* と *glareolus* で M±S.E. 52.76±1.20, S.D. 5.90%, N25, ***montanus*** では51.25±0.81，1.40，4で，これらの間には有意差がない．これに続くのは ***bedfordiae*** の43.60±0.82，3.18，16，*rex* の42.69±1.33，3.26，7，および *sikotanensis* の41.82±1.49，3.33，6でこれらの間にも有意差がない．しかし前群との差は明らかである．次が *rutilus* の36.99±1.53，5.72，15で ***bedfordiae***

とはわずかに差があるが，*rex* と *sikotanensis* との間には差が認められない．尾率がもっとも小さいのは *rufocanus* で 34.17±0.93，3.61，16 であるが *rutilus* とは有意差がない．

（12）の頭骨基底全長は 21.7-26.0 mm，24.1-27.8 mm，27.9-32.7 mm の3群に分けて評価した．（13）の鼻骨長の歯隙長に対する比の平均値は *rutilus* 95.60, *rufocanus* 99.76, *rex* 100.40, *montanus* 100.98, *bedfordiae* 101.60, *nageri* 104.31, *sikotanensis* 107.50, *glareolus* 108.80 であるが，これらを最小が0，最大が10になるように修正した．このようにして求めた級値は表7の通りである．これを基に各種間の連合係数平均値を求めたのが表8，さらにそれに基づいて多群比較法によって群を形成したのが図1である．このデンドログラムは縦軸に類似度をとっているのは普通の通りであるが，横軸に進化度をとり，群の分岐が系統進化の大要を示すように考案した．そのため2個の直系が合一する点を両者の中間に置かず，進化度の低い直系から進化度の高い直系が分れ出るように作図してある．

表8　旧世界産ヤチネズミ属各種間の類似度を示す連合係数平均値．

Table 8. Matrix showing average association coefficients between all pairs of species of *Clethrionomys* from the Old World.

OTU's	*rex*	*montanus*	*nageri*	*glareolus*	*rutilus*	*sikotanensis*	*bedfordiae*	*rufocanus*
rex	–	1.715	4.858	6.534	6.900	3.992	6.062	6.267
montanus	1.715	–	3.283	4.675	5.958	4.862	5.115	5.325
nageri	4.858	3.283	–	1.392	6.092	4.134	4.242	4.942
glareolus	6.534	4.675	1.392	–	4.900	3.375	3.966	4.666
rutilus	6.900	5.958	6.092	4.900	–	5.975	4.667	3.967
sikotanensis	3.992	4.862	4.134	3.375	5.975	–	2.746	3.258
bedfordiae	6.062	5.115	4.242	3.966	4.667	2.746	–	0.700
rufocanus	6.267	5.325	4.942	4.666	3.967	3.258	0.700	–

したがって，*montanus* は *rex* と共通の祖先から分れ出たのではなく，*rex* 自身から分岐したと考えるのである．もちろん *montanus* が分岐した時点での *rex* が現在の *rex* とまったく同じだったというわけではないが，それは *rex* の前身であり，その直系の延長である．しかし *montanus* の方は *rex* から分岐すると同時に急速に進化度を変え，間もなく現在の *montanus* の進化度を獲得してしまうのである．

このような分岐の方法は，近年いくつかの化石種によって追跡されている．例えばアカオオカミ *Cuon alpinus* の直系（*C. majori*）がオオカミ *Canis lupus* の直系（*C. etruscus*）から分岐したと推定される例，ホッキョクグマ *Talarctos maritimus* がヒグマ *Ursus arctos* から直接分岐したと推定される例，ホッキョクキツネ *Alopex lagopus* がアカキツネ *Vulpes vulpes* の直系（*V. alopecoides*）から分岐したと考えられる例（Kurtén, 1986）は，いずれもこのような分岐方法を示し，それらが中間的な共通の祖先から分岐したものではないことを明示している．

これは上位の分類群ではかなり古くから知られていたところで，哺乳類が爬虫類の Synapsida から分岐し，クマ科がイヌ科中の Amphicynodontinae から分れたなどは，信頼してよい例であろう．またさらに大きく見れば，爬虫類が両生類から分れ，両生類が硬骨魚類から分れたのも，この分岐法によっている．

したがってこのような分岐法は，おそらく動物界に普遍的なもので，一源説をとる限り唯一の分岐法であると思うが，従来の系統樹にこのような分岐法を意図的に用いたものを見ないのは誠に不思議である．それ

は一つに，このような分岐法は，系統に忠実な分類体系の形成を不可能にするためかも知れない．

ところでこのデンドログラムは，進化度と綜合的な類似度に基づいて作ったものであるが，そのような類似度は系統的な遠近を反映し，進化度は分岐点の高低と相関があると推定することができる．したがって分岐点の高低は，必ずしも正確ではないにしても直系の分岐の大体の順序を示すものと考えてよかろう．

この図では *rex* と *montanus* を別にすれば，*nageri* がもっとも古く現われ，これから *rufocanus* 群が分れ，次で *rutilus* が，そして最後に *glareolus* が分岐している．このような分岐の仕方はわずかの細部を除けば HINTON の説に一致する．*rex* と *montanus* は他よりはるかに原始的で，この類全体の祖先に近いものと思われる．おそらく *rex* の祖先から *nageri* が分岐し，後者からさらに他の種が分岐した．*montanus* は比較的近年に *rex* から分岐したらしく，進化度の差はこの図からはわずかである．しかし進化度の判定には（12）の頭骨基底全長と，上顎第3臼歯の前葉の幅も加えるべきであろうが，そうすれば差はもっと大きくなる．

HINTON は体と頭骨の大きさは，小から大の方向に進化すると推定した．しかし *rufocanus* 群では *sikotanensis* から *rufocanus* に向って大きさが小さくなっているし，*nageri* と *glareolus*, *rex* と *montanus* の間でもそれぞれ後者が小さい．体の大きい *nageri* はイングランドに古く分布していたが，後に現われた *glareolus* によって駆逐され，Skomer, Jersey, Raasay などの島にだけ残棲するに至ったことが，化石と現生種の分布から推察されている（BARRETT-HAMILTON & HINTON, 1910–'21; HINTON, 1926; MATTEWS, 1952)．したがってこの類では，HINTON の説とは反対に進化とともに体が小さくなるのが普通だと見るべきであろう．

HINTON はまた，臼歯は進化とともに大きく頑丈になると考えたが，これも正しくないようである．上顎第3臼歯の前葉最大幅の最大長に対する率は，*sikotanensis* では 54.13±0.93（N12）であるが，より進化した *bedfordiae* では 48.84±0.95（N17）しかない．同じ傾向は *rex* 群にも見られ，*rex* では 44.17±0.66（N14）なのに *montanus* では 40.04±0.50（N8）に過ぎない．臼歯の幅は食性と関連があると思われるので，これをもってこの属全体の進化度を推定するのは無謀であろう．だが生活型のよく似た同一群（上種）の中では，進化度を推定する資料としてこれを使うことができそうである．

montanus は聴胞が大きく，体が小さく，臼歯の幅が狭いほか，頬弓前基部の灣入が浅いことでも *rex* より進化度が高いと推定される．一般に進化度の低い種はそれの高い種よりも古く出現したと考えられるから，おそらく *montanus* は *rex* のある deme から生じ，後者の個体群を駆逐しながら分布を拡張したのであろう．*nageri* は Raasay 産の雄では頭胴長が 108.1±1.59 mm, 体重が平均 33.4 g もあるのに，イギリス本土産の雄でも頭胴長が 91.0±0.88 mm, 体重が平均 18.6 g しかない *glareolus* に駆逐された．したがって，大形の *rex* がはるかに小さい *montanus* によって駆逐されても少しも不思議ではない．

以上で明らかなように，利尻島の *rex* は，旧世界のヤチネズミ属の中ではもっとも原始的な，したがってもっとも古く展開した直系である．そして日高の *montanus* は *rex* から分岐した直系であり，進化度はそれよりも高いが，他の現生のヤチネズミ類に比べればなおはるかに低い．このように原始的なムクゲネズミ類の一つが利尻島に残り，他が日高山地に残存している事実はきわめて重要である．なぜならそれは，直系が時間を異にして展開し，それらのあるものが競合によって間引かれ，このようにして niche の異なった明白な種がもたらされることを暗示しているからである．

Description of a New Vole of the Genus *Clethrionomys*

Clethrionomys montanus sp. nov.

Holotype. NSMT–M15574 adult female skin and skull, from Mount Poroshiri, Hidaka Mountains, Hokkaido, 970 m alt., July 30, 1971, by Y. IMAIZUMI and others, pre-

served in the National Science Museum, Tokyo.

Diagnosis. Similar to *Clethrionomys rex* IMAIZUMI, 1971, from Rishiri Island off Hokkaido, and undoubtedly belonging to the *rex* group characterized by the absence of reddish mantle, relatively long tail, incomplete lateral bridges of palate, complicated third upper molar and nearly symmetrical anterior loop of third lower molar. Distinguished from *rex* by much smaller size, longer tail, narrower molars and larger auditory bulla.

Description. Similar in size to *Clethrionomys bedfordiae* (THOMAS, 1905) from Hokkaido, but tail much longer, fur slightly thicker and dorsal surface of body without reddish brown mantle characteristic of the genus. Dorsal surface of head and body tawny-olive, sides slightly paler, no distinct demarcations between them. The ventral surface pale pinkish buff. Bases of hairs both of dorsal and ventral surfaces dark mouse gray. Backs of manus and pes dirty white. Upper surface of tail dark brown with a short pencil of blackish brown hairs, the ventral surface whitish.

Skull similar to that of *rex* in general aspect, but much smaller, muzzle relatively long, a concavity on anterior upper border of zygomatic root shallow and less distinct, interparietal somewhat broader, and well swollen auditory bulla relatively long antero-posteriorly. Superciliary ridges distinct but widely separated. Postero-lateral bridges of palatine incomplete, never fused with median wall of maxilla even in old specimens. A ridge on posterior surface of occipital, extending to outer border of paroccipital process, not so strongly curved out as in *rex* nor nearly straight as in *bedfordiae*.

Molars rooted, remarkably narrow and weak, dentinal space confluent and cement weakly developed. Breadth of anterior loop of third upper molar 0.83 mm in the mean instead of 1.02 mm of *rex*, ratio of the breadth to length of the molar 40.04 ± 0.50 mm instead of 44.17 ± 0.66 mm of the latter. Third upper molar complicated, with three distinct re-entrant angles fully extending to the median line and four salient angles both on inner and outer sides. Anterior loop of third lower molar nearly symmetrical with a deep outer anterior re-entrant angle extending to the median line as in the inner one. Proximal portion of third lower molar displaced lingually by the shaft of lower incisor.
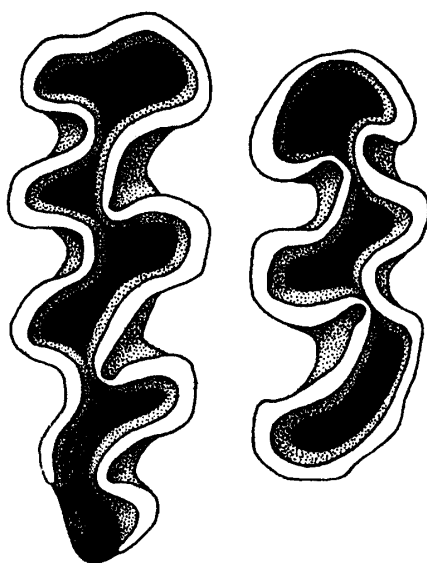
Fig. 2. Molars of the holotype, NSMT-M15574, of *Clethrionomys montanus* sp. nov.
Left: third upper molar, right: third lower molar.

Measurements of the holotype: See Table 9.

Specimens examined. Mt. Petegari, 1,100 m alt., 2♂♂ 5♀♀; Mt. Rakko, 400 m alt., 2♀♀; Mt. Poroshiri, 970 m alt., 1♂ 4♀♀. These materials contain the following adult specimens besides the holotype: Mt. Poroshiri, 970 m alt.: M15521 and M15522, adult females, July 27, 1971, by Y. IMAIZUMI and others. Mt. Petegari, Hidaka Mountains,

Table 9. Measurements of *Clethrionomys montanus* sp. nov. (in mm).

Number, sex, age and locality of specimens preserved in the National Science Museum, Tokyo	Holotype M15574 ♀ ad. Mt. Poroshiri	M14753 ♂ old Mt. Petegari	M15521 ♀ ad. Mt. Poroshiri	M15522 ♀ ad. Mt. Poroshiri
Head and body	120.0	121.0	124.0	117.0
Length of tail	61.0	64.0	61.0	61.0
Hind foot s.u.	19.5	20.0	21.5	20.5
Ear from meatus	15.0	12.0	14.0	14.0
Condylobasal length of skull	26.6	27.5	–	–
Zygomatic breadth	15.5	16.1	15.7	14.9
Length of nasals	8.1	8.5	8.1	8.0
Length of diastema	7.8	8.3	8.4	7.9
Length of incisive foramen	5.4	5.5	5.7	5.7
Greatest breadth of interparietal	8.4	7.8	8.3	–
Length of auditory bulla	7.2	7.5	7.7	–
Bulla/condylobasal length x 100	26.9	27.3	–	–
Length of upper molars at alveori	6.7	6.7	6.9	6.6
Length of lower molars at alveori	6.4	6.6	6.4	6.3

Table 10. Ranges of raw values of *Clethrionomys montanus* sp. nov. and those of statistically estimated values of *C. rex* in some diagnostic measurements (in mm).

	C. rex			*C. montanus*	
	N	M ± 2 S.D.	M ± 3 S.D.	N	Range
Condylobasal length of skull	8	29.03 – 31.99	28.30 – 32.72	2	26.6 – 27.5
Zygomatic breadth	8	16.65 – 18.33	16.22 – 18.76	4	14.9 – 16.1
Length of auditory bulla	8	7.24 – 8.72	6.87 – 9.09	3	7.2 – 7.7
Bulla ÷ condylobasal length x 100	8	24.54 – 25.76	24.24 – 26.06	3	26.9 – 28.0
Length of upper molars	8	7.02 – 7.96	6.78 – 8.20	4	6.6 – 6.9
Tail ÷ head and body x 100	7	36.17 – 49.21	32.91 – 52.47	4	49.2 – 54.9

1,100 m alt.: M14753 old male and M14758 adult female, July 29, 1970, by K. ENDO. All the specimens are preserved in the National Science Museum, Tokyo.

Remarks. This new species is similar to *Clethrionomys rex* in several important taxonomic characters, but easily distinguished by much smaller dimensions of external, cranial and dental measurements excepting those of tail and auditory bulla. Condylobasal length of skull, zygomatic breadth and alveolar length of upper molars of three adult or old specimens of *montanus*, M14753♂, M14749♂ and M 15574♀, are wholly smaller than the ranges of M$\pm$3 S.D. of *rex* in which more than 99 per cent of the population may be contained (Table 10). On the contrary, the ratios of auditory bulla to condylobasal length are larger than the range of M$\pm$3 S.D. of *rex* and as large as *C. sikotanensis* (TOKUDA, 1935) and *C. bedfordiae* of the *rufocanus* group. The ratios of length of tail to that of head and body are larger than the range of M$\pm$2 S.D. of *rex* in which about 95 per cent of the population may be contained, and also decidedly larger than those of *sikotanensis* and *bedfordiae*.

From *sikotanensis* and *bedfordiae*, both belonging to the *rufocanus* group, this new species is clearly distinguished by the absence of reddish mantle, much longer tail, incomplete lateral bridges of palate, complicated third upper molar, and symmetrical anterior loop of the third lower molar. On the other hand in *sikotanensis* and *bedfordiae*, the third upper molar with only two deep re-entrant angles and three distinct salient angles both on inner and outer sides and the anterior loop of the third lower molar is not symmetrical but scimitar-shaped with a very shallow external and a deep internal re-entrant angle. Moreover, *rex* and *montanus* are quite different from *sikotanensis* and *bedfordiae* in the coloration of juveniles. The dorsal surface of the body is less brownish, much darker and sometimes almost sepia or blackish in the former group instead of russet or Brussels brown of the latter. Systematic status of *montanus* among the Old World species of *Clethrionomys* is clearly shown in Fig. 1.

Summary

According to the investigation executed by the party from the National Science Museum, Tokyo, in the summers of 1970 and 1971, the small mammal fauna of the Hidaka Mountains, Hokkaido, is fairly different from most of the plains but rather similar to that of Rishiri Island, a small island off the northern extremity of the main island, in the combination of important species.

They resemble each other not only in the presence of a vole of the *Clethrionomys rex* group and a tiny shrew nearly related to *Sorex gracillimus* THOMAS, 1907, but also in the absence of *Sorex shinto saevus* THOMAS, 1907, one of the two common shrews in the plains of the main island of Hokkaido.

Voles of the *rex* group, containing *Clethrionomys rex* IMAIZUMI, 1971, of Rishiri Island and *C. montanus* sp. nov. of the Hidaka Mountains, are evidently more primitive in several external, cranial and dental characters than those of the *rufocanus* group, which contains *C. bedfordiae* (THOMAS, 1905) of the main island of Hokkaido and *C. sikotanensis* (TOKUDA, 1935) of Rishiri I. and Shikotan I. of the Habomai Islands. Moreover, within the respective groups, the forms of small islands are less advanced than those of the main island as shown in Fig. 1.

These nearly related forms belonging to the same clade will compete each other when they are in a sympatric condition of distribution, because they are probably poorly differentiated in the ecological niche. In such cases more advanced forms tend to destroy the primitive ones, as clearly seen in three lineages of Japanese moles, *Mogera minor*, *M. wogura*

and *M. kobeae* (IMAIZUMI, 1964). A lineage, here used by the author, is a taxon applied not only to good species but also ill-defined hemispecies or even some of subspecies based on the biological species concept, and differs from other lineages by the relative time of emergence or of animated expansion of the distribution. Such competition may be more violent in a combination of nearest two lineages than that of rather remote ones, as the former is less different in physical characters and also in ecological niches than the latter.

Evident correlations between the degree of specialization and the relative time of emergence of taxa have been confirmed among the lineages of the *glareolus* group, of the Japanese moles, etc. If this is acceptable as a general rule, the earliest of the four lineages of the voles that arrived in the Hokkaido district might be *Clethrionomys rex*, now confined to Rishiri Island (Fig. 1). At first probably *C. rex* and then *C. sikotanensis* expanded their distribution nearly all over the district. Later, both of the populations were exterminated from the main island of Hokkaido through violent competitions with newly arrived and more advanced lineages, *C. montanus* of the former group and *C. bedfordiae* of the latter one. On the other hand, not so violent but rather loose competitions have been carried on between these conquerors, and *montanus* was gradually exterminated from the plains and finally almost confined to the alpine and subalpine zones of the Hidaka Mountains.

Very similar process of emergences and competitions might be carried out between *Sorex shinto saevus* and a tiny shrew similar to *Sorex gracillimus*. The former, which has now nearly exterminated tha latter from the plains of the main island, probably failed to invade into Rishiri Island because of its later arrival.

Thus, the similarities between the small mammal faunas of Rishiri Island and the high mountain zone of Hidaka Mountains can easily be understood as a result of successive appearances and expansions of slightly advanced lineages in the same clade and violent competitions between them which can be hindered by some topographical factors.

引用文献

BARRETT-HAMILTON, G. E. H., & M. A. C. HINTON, 1910–'21. A history of British mammals, 399–426. London, Gurney & Jackson.

HINTON, M. A. C., 1926. Monograph of the voles & lemmings (Microtinae). 1: 210–262. London, British Museum (Natural History).

今泉吉典, 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 131-132. 大阪, 保育社.

IMAIZUMI, Y., 1962. On the species formation of the *Apodemus speciosus* group, with special reference to the importance of relative values in classification. Pt. 1. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, 49: 163–259.

今泉吉典, 1964. モグラ類の進化についての私見. 遺伝, 18 (1): 64–68.

——— 1966. 動物の分類, 理論と実際. 132-143. 東京, 第一法規出版株式会社.

——— 1970. 対馬の陸棲哺乳類. 国立科博専報, (3): 160-169.

IMAIZUMI, Y., 1971. A new vole of the *Clethrionomys rufocanus* group from Rishiri Island, Japan. *J. mamm. Soc. Japan*, 5: 99–103.

KURTEN, B., 1968. Pleistocene mammals of Europe. 108–129, 257–259. London, Weidenfeld & Nicolson.

MATTHEWS, L. H., 1952. British mammals. 147–154. London, Collins.

OGNEV, S. I., 1950. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. 7 (Rodents), 81–88. Jerusalem (English translation.)

SIMPSON, G. G., 1961. Principles of animal taxonomy. New York, Columbia Univ. Press.

STROGANOV, S. U., 1957. Zveri Sibiri Nasekomoiadnye. 187–199. Moskva, Izd. Ak. Nauk SSSR.